doi:10.13866/j.azr.2020.01.23

内陆河湿地芦苇叶功能性状特征及其对土壤环境因子的响应①

焦 亮[1,2], 关 雪[1,3], 刘雪蕊[1], 董小刚[1,2], 李 方[1]
(1. 西北师范大学地理与环境科学学院,甘肃 兰州 730070;
2. 甘肃省湿地资源保护与产业发展工程研究中心,甘肃 兰州 730070; 3. 华东师范大学地理科学学院,上海 200241)

摘 要: 植物功能性状是连接植物与外界环境的重要桥梁,其在不同环境梯度下的变化表现出了对异质环境的适应机制。本文以敦煌西湖国家级自然保护区克隆植物芦苇(*Phragmites australis*)为研究对象,设置了未退化、轻度退化、中度退化和重度退化4个梯度样地,研究环境异质条件下芦苇叶功能性状特征及其对土壤环境因子的响应。结果表明:① 各环境梯度下,芦苇叶功能性状特征变化显著($P<0.05$),叶长、叶宽、叶面积、叶干重随环境梯度退化呈下降趋势,比叶面积随梯度退化呈上升趋势;② 芦苇各叶功能性状间呈协同变化的特征,叶长、叶宽、叶面积、叶干重之间呈极显著正相关($P<0.01$),比叶面积与叶长、叶干重呈显著负相关($P<0.05$);③ 叶长、叶宽、叶面积、叶干重与土壤表层(0~30 cm)、中层(30~60 cm)水分呈显著正相关($P<0.05$),而与土壤表层、中层含盐量呈显著负相关($P<0.05$),说明土壤表层与中层的水分与盐分是芦苇叶功能性状最主要的驱动力。研究结果对干旱区内陆河湿地的保护、生态恢复及管理具有重要的指导意义。

关键词: 芦苇; 叶功能性状; 土壤环境; 内陆河湿地; 敦煌西湖国家级自然保护区

植物与环境之间的关系问题一直是生态学讨论的中心问题[1]。特别是植物功能性状是异质环境条件下植物响应生存环境所表现出的表型可塑性特征;同时,植物功能性状不仅可以准确刻画环境的变化信息,还可以科学评估物种在生态系统服务的功能贡献[2-4]。而叶片是陆地上植物生态系统的功能基础,是植物获取能量的重要器官,也是植物与外界进行物质交换的核心,所以,对叶片植物功能性状的研究可以反映植物对环境变化的适应对策。

国内外对于植物叶片功能性状的研究已经比较系统,但是也存在着一些研究还不够深入的地方。从研究物种上,有关叶片植物功能性状的研究主要集中于树木的分析上,如对木本植物比叶面积、叶面积、叶氮含量、叶干物质含量、叶厚度等功能性状进行研究,并探讨其在种间与种内的变异特征及其对不同环境的生存适应策略[5];而对草本植物的研究较少,特别是对于湿地草本植物的研究更少。从研究内容上,研究叶片功能性状多聚焦于叶片的光合作用、蒸腾作用、呼吸作用等速率的问题上,也出现了关于叶面积、比叶面积、叶干物质含量、叶氮含量等性状的研究[6];但是多集中于单一环境条件下植物功能性状的研究,例如木本植物与土壤因子间的关系研究或沿海拔梯度的变化研究,高寒或荒漠植物的功能性状、多样性(物种、功能)及其与环境因子间关系的研究[7-14],而在不同环境梯度开展相应的比较研究较少。从研究尺度上,有关植物功能性状的大量研究主要集中于大尺度空间上的环境响应,如对不同流域(黑河、延河、艾比湖流域等)、不同山区(天山、五鹿山、长白山等)、不同海拔的不同植物功能性状及其与环境因子(气候、土壤等)之间的关系进行研究[7,15-17];而对局地尺度空间上的环境响应研究较少,特别是对湿地条件下土壤水分、盐分对植物叶功能性状的响应研究更少。

在干旱区,湿地是生物多样性保护的重要基地和绿洲发展的依托,其类型、分布、成因及演变等均具有鲜明的区域特色。特别是内陆河湿地是干旱区湿地最主要的类型,它不仅是干旱区气候变化的指示器,也是干旱区水分循环的重要环节,但是其生态

① **收稿日期:** 2019-04-04; **修订日期:** 2019-07-01
基金项目: 国家自然科学基金项目(41361010,41861006);甘肃省高等学校科研项目(2018C-02)资助
作者简介: 焦亮(1981-),男,博士,副教授,主要从事克隆植物生态学和植物地理学方面的研究. E-mail: jiaoliang@nwnu.edu.cn

系统却极为敏感和脆弱[18]。在干旱区内陆河湿地针对植物功能性状的研究相对缺少,本文以敦煌西湖国家级自然保护区内陆河湿地为研究区域,以湿地优势植物芦苇为研究对象,采用室内外实验和模型分析方法,在湿地种群水平上分析植物功能性状特征及其对土壤环境梯度的响应,为湿地植被恢复、群落多样性格局维持和生态管理提供科学依据。

1　研究区域与研究方法

1.1　研究区概况

敦煌西湖国家级自然保护区是一处以内陆河盐沼湿地为主的自然保护区(图 1),地理位置为 39°45′~40°36′N,92°45′~93°50′E,距离敦煌市区 120 km。自然保护区总面积 6.6×10^5 hm^2,包括湿地面积 1.14×10^5 hm^2,其中芦苇沼泽 3.84×10^4 hm^2。总的地势为南高北低,自东向西微倾斜,最高海拔2 358.9 m,最低海拔 820 m。保护区属暖温带极干旱荒漠气候类型,夏季炎热,冬季寒冷,全年平均气温为 9.9 ℃,最热月为 7 月(平均气温约 26.7 ℃),最冷月为 1 月(平均气温为 -10.4 ℃);年平均降水量为 39.9 mm;年平均风速为 2.2 $m\cdot s^{-1}$。土壤以棕漠土、沼泽土、风沙土、盐土和草甸土为主。植被以荒漠、湿地植物为主,主要为芦苇、疏叶骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)、罗布麻(*Apocynum venetum*)、白茎盐生草(*Halogeton arachnoideus*)、碟果虫实(*Corispermum patelliformeIljin*)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)等。

1.2　采样方法

2017 年 7—8 月在 GPS 技术辅助下,依照景观尺度、植被类型、植被分布的特征,在研究区域采用样线法和样方法对植被群落及土壤进行调查取样。

1.2.1　样方设置和种群调查　沿湿地到荒漠方向由内向外设置 3 条平行样线:以距离湿地的远近为基础,在每条样线上根据芦苇种群密度和盖度,设置 1(未退化)、2(轻度退化)、3(中度退化)、4(重度退化)等 4 个梯度样地,每个梯度样地随机设置 3 个 5 m×5 m 的大样方,每个大样方中沿对角线设置 3 个 1 m×1 m 的小样方,共设调查样方 108 个。在研究区域内 1 m×1 m 的植物样方内,分别测量和记录芦苇的盖度、密度、频度、高度和生物量。

1.2.2　植物叶功能性状指标测定　主要参照 Cornelissen 等[19]编写的植物功能性状测量手册,在没有明显遮阴的冠层外部,选取发育良好、完全展开的当年叶测量。每个样方中随机选取 5 株芦苇进行测定,总计 540 株芦苇。叶长(leaf length,LL,cm)和叶宽(leaf width,LW,cm)采用卷尺随机测定一株芦苇的上、中、下各一片叶的长度和宽度,然后取平均值作为所测叶片的叶长度和叶宽度。叶厚度(leaf thickness,LT,mm)采用游标卡尺(精确到 0.01 mm)测定新鲜叶片厚度,测定时避开叶片主脉分别测量叶片前、中、末端,最后取三者的平均值作为所测叶

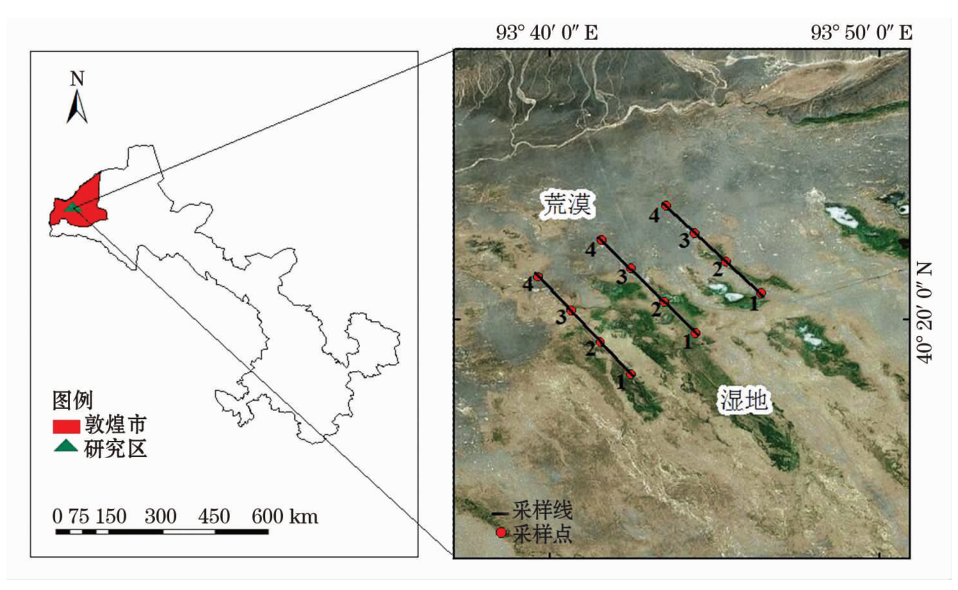


图 1　敦煌西湖国家级自然保护区

Fig. 1　Dunhuang West Lake National Nature Reserve

片的叶厚度。叶面积(leaf area, LA, cm^2)用 Win-SCANOPY 手持式叶面积仪测定新鲜单叶叶面积。叶干重(leaf dry weight, LDW, g)是将样品放在烘箱中 60 ℃烘干,至少 72 h 后称量其干物质重。比叶面积(specific leaf area, SLA, $cm^2 \cdot g^{-1}$)是计算新鲜叶片的单面面积与叶片干物质总量比值。

1.2.3 土壤取样及测定 土壤取样点与植物取样点一一对应。在样方内,利用土壤采样器按照每 10 cm 取 0~100 cm 土层的土壤,然后将采集的 0~30 cm(表土层)、40~60 cm(中土层)和 70~100 cm(深土层)的土壤分别混合,并经过去杂、风干、研磨过筛后,采用烘干法测定土壤含水量,采用电导率法测定其含盐量,采用 PHst-3100 型 pH 仪测定土壤 pH。

1.3 数据处理

利用 SPSS 22.0 软件中的 Kolmogorov-Smirnov 对数据进行检验,均符合正态分布($P<0.05$),采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和 Dunnett 后置检验法进行方差分析及差异显著性检验($P<0.05$)。采用 Pearson 相关分析法进行土壤各环境因子与植物功能性状之间的相关分析和植物各功能性状之间的相关分析。

2 结果与分析

2.1 不同退化梯度下土壤环境因子特征比较

表 1 表明,研究区土壤含水量和含盐量随退化梯度增加,表现为先增加后下降的趋势,其中最大土壤含水量在轻度退化梯度,最小在重度退化梯度;最大土壤含盐量在中度退化梯度,最小在未退化梯度。而研究区土壤容重和土壤 pH 随退化梯度增加表现为先下降后增加的趋势,最大土壤容重在重度退化梯度,最小在轻度退化梯度;最大土壤 pH 在重度退化梯度,最小在中度退化梯度。

图 2 与图 3 展示出研究区不同退化梯度各层土壤环境因子的变化特征,其中,重度退化梯度土壤含水量表现出逐渐下降的趋势,而其他 3 个梯度则表现出先增加后下降的趋势;重度退化梯度土壤容重表现出先增加后下降的趋势,而其他 3 个梯度则表现出逐渐增加的趋势;重度退化梯度土壤 pH 表现出先增加后下降的趋势,轻度退化梯度表现出先下降后增加的趋势,而其他 2 个梯度则表现出逐渐下降的趋势;土壤含盐量随环境的退化与深度的增加表现出逐渐下降的趋势。

表 1 研究区不同退化梯度土壤因子(0~100 cm 平均)特征

Tab.1 Characteristics of soil environmental factors with different degradation gradients in the study area(0-100 cm average)

	土壤含水量/%	土壤容重/($g \cdot cm^{-3}$)	土壤 pH	土壤含盐量/[$g \cdot (100g)^{-1}$]
1 未退化	21.157±0.030c	1.142±0.122acd	8.622±0.124a	0.046±0.055a
2 轻度退化	30.197±0.041a	0.902±0.135cd	8.341±0.298b	0.169±0.169a
3 中度退化	26.686±0.021b	1.113±0.164acd	7.964±0.149c	0.225±0.070ab
4 重度退化	7.591±0.057d	1.233±0.186b	8.738±0.202a	0.148±0.149b

注:不同小写字母表示梯度间差异显著($P<0.05$)。

2.2 不同环境梯度下芦苇叶功能性状特征比较

由图 4 可以看出,叶长、叶宽、叶面积及叶干重随退化梯度的增加呈显著减少的趋势,具体表现为梯度 1(未退化)>梯度 2(轻度退化)>梯度 3(重度退化)>梯度 4(重度退化),其中叶长、叶面积及叶干重中梯度 1(未退化)与梯度 3(中度退化)、梯度 4(重度退化)均达到显著差异,叶宽中梯度 1(未退化)与梯度 2(轻度退化)、梯度 3(中度退化)、梯度 4(重度退化)均达到显著差异;而比叶面积则随梯度的退化呈显著增加的趋势,具体表现为梯度 1(未退化)<梯度 2(轻度退化)<梯度 3(重度退化)<梯度 4(重度退化),其中梯度 1(未退化)与梯度 4(重度退化)呈显著差异,其他梯度无显著差异;叶厚度则随梯度的增加无显著的变化。

2.3 芦苇各叶功能性状相关性分析

表 2 分析得出,研究区芦苇各叶功能性状间表现出协同变化的关系,其中,叶长与叶宽、叶面积、叶干重呈极显著正相关($P<0.01$);叶宽与叶面积、叶干重呈极显著正相关($P<0.01$);叶厚度与叶长、叶宽呈极显著正相关($P<0.01$),与叶面积呈显著正相关($P<0.05$);叶面积与叶干重呈极显著正相关($P<0.01$);比叶面积与叶长、叶干重呈显著负相关($P<0.05$)。

2.4 植物功能性状指标与土壤因子间的相关性分析

由表3可知,芦苇各叶功能性状指标主要与土

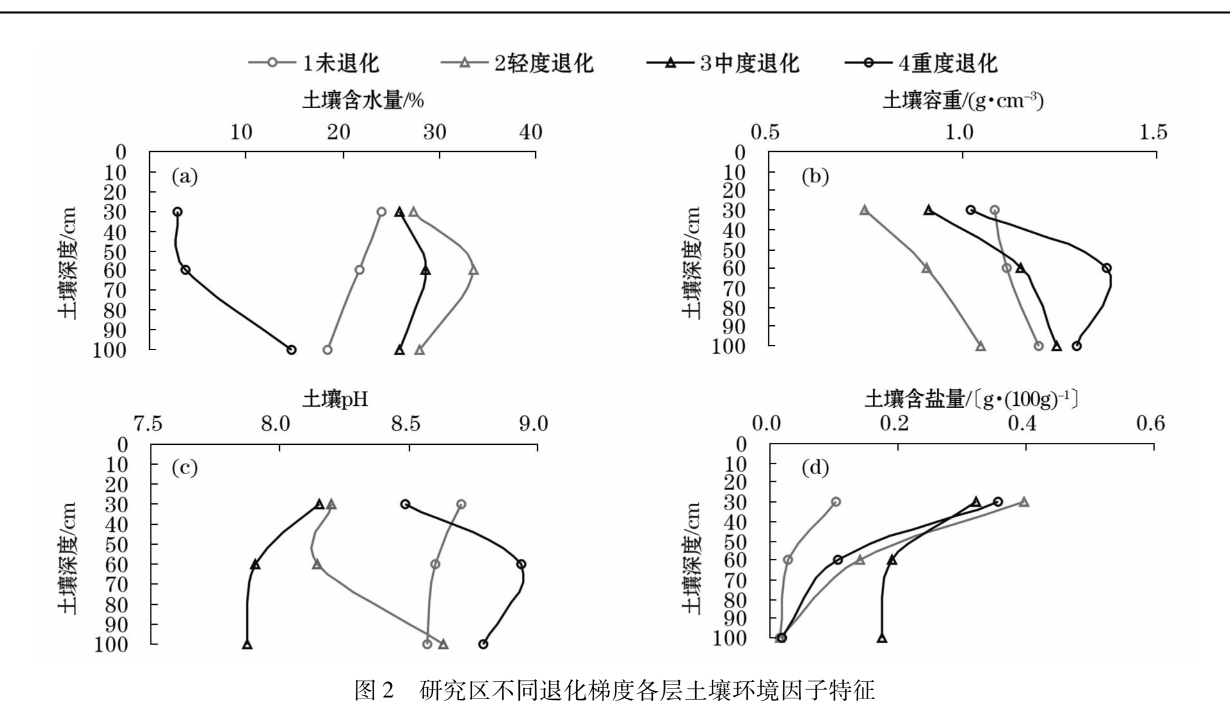
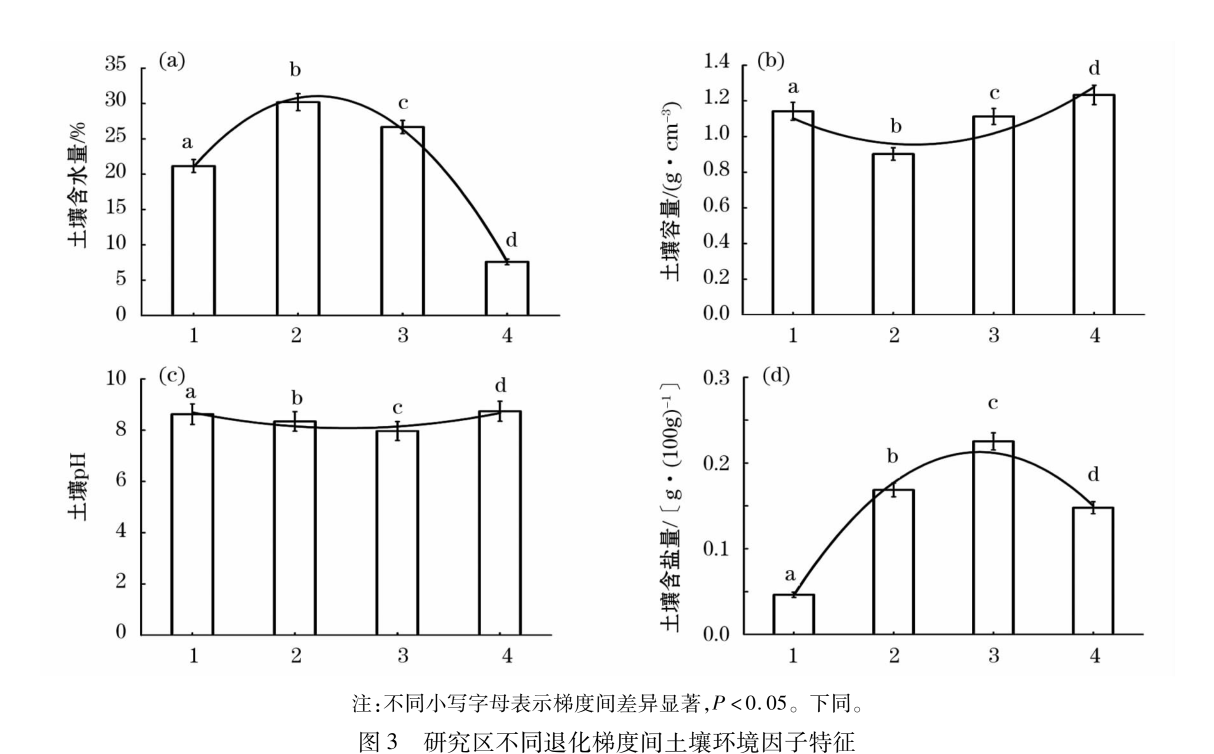


图2　研究区不同退化梯度各层土壤环境因子特征

Fig. 2　Characteristics of soil environmental factors in different layers with different degradation gradients in the study area



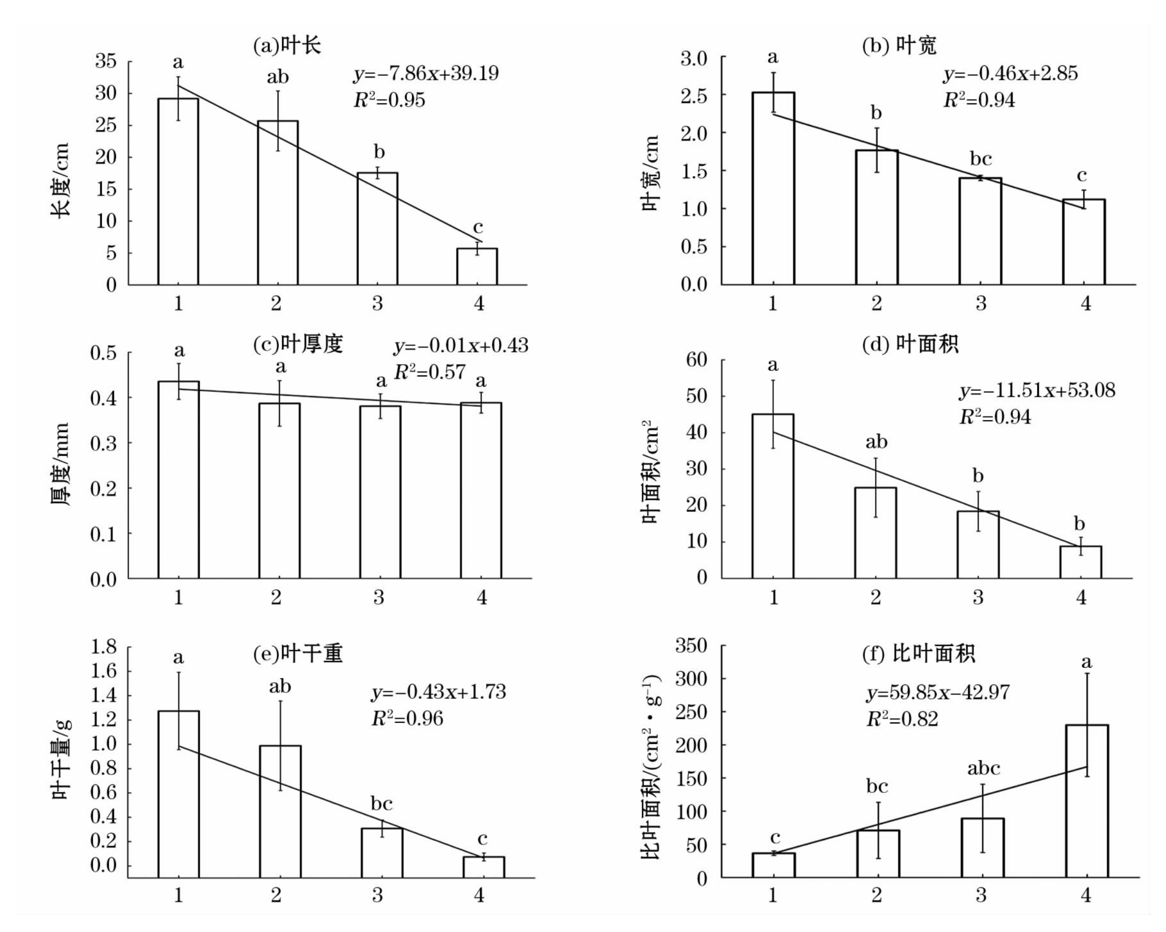
注：不同小写字母表示梯度间差异显著，$P<0.05$。下同。

图3　研究区不同退化梯度间土壤环境因子特征

Fig. 3　Characteristics of soil environmental factors with different degradation gradients in the study area

壤平均含水量和土壤含盐量关系密切，其中叶长与土壤平均含水量呈极显著正相关（$P<0.01$）；比叶面积与土壤平均含水量呈显著负相关（$P<0.05$）；叶宽与土壤平均含盐量呈极显著负相关（$P<0.01$）；叶面积、叶干重与土壤平均含盐量呈显著负相关（$P<0.05$）。

由图5可以看出，表层、中层的环境因子对植物功能性状的影响最大。具体表现为叶长、叶宽、叶面积、叶干重与土壤表、中层含水量呈显著正相关（$P<0.05$），比叶面积与土壤表、中层含水量呈显著负相关（$P<0.05$）；叶长、叶宽、叶面积、叶干重与土壤表、中层容重及土壤表、中层含盐量呈显著负相关（$P<0.05$），比叶面积与土壤表、中层容重及含盐量呈显著正相关（$P<0.05$）；叶长与土壤表、中层pH



注:1 为未退化,2 为轻度退化,3 为中度退化,4 为重度退化。

图 4 不同退化梯度芦苇叶功能性状特征

Fig. 4 Characteristics of functional characters of *Phragmites australis* leaves with different degeneration gradients

表 2 芦苇各叶功能性状相关性分析

Tab. 2 Correlation analysis of functional characters of *Phragmites australis* leaves

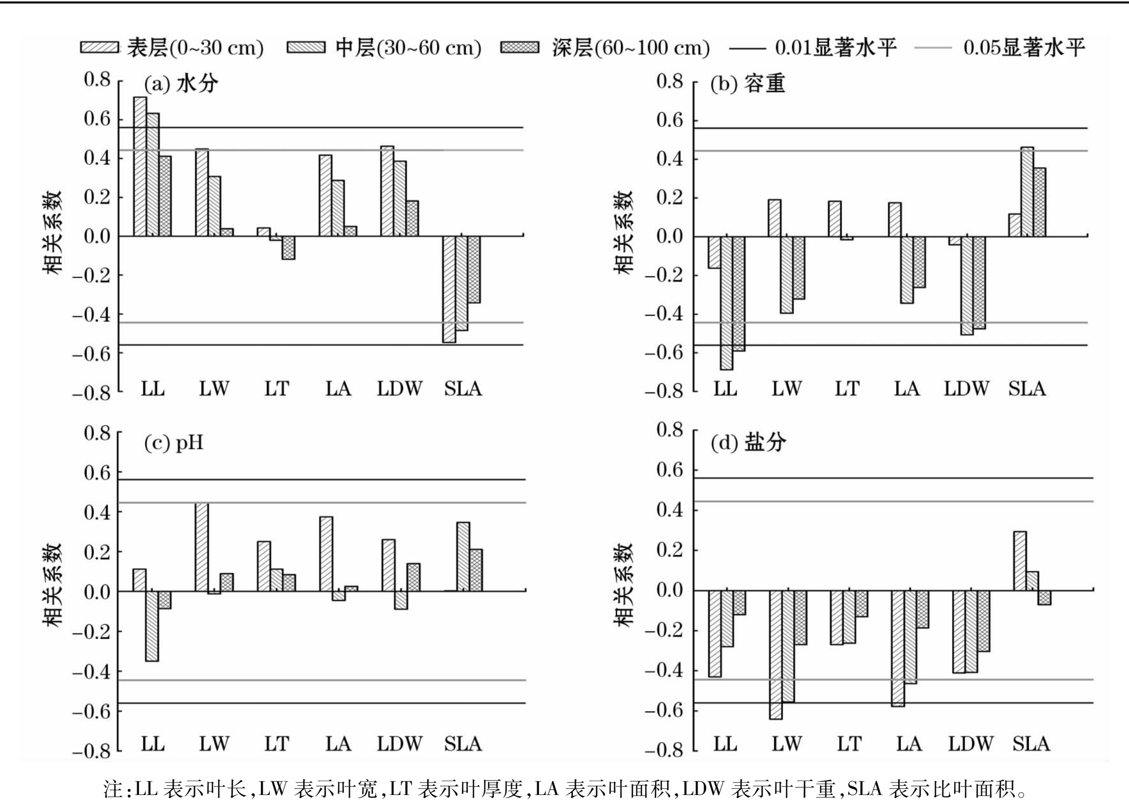
	叶长	叶宽	叶厚度	叶面积	叶干重	比叶面积
叶长	1	0.888 **	0.562 **	0.806 **	0.754 **	-0.477 *
叶宽		1	0.667 **	0.855 **	0.742 **	-0.414
叶厚度			1	0.518 *	0.369	-0.145
叶面积				1	0.842 **	-0.326
叶干重					1	-0.527 *
比叶面积						1

注: * 表示相关性在 0.05 水平上显著(双尾); * * 表示相关性在 0.01 水平上显著(双尾)。下同。

表 3 芦苇叶功能性状与土壤因子(0-100 cm 平均)的相关性分析

Tab. 3 Correlation between the functional characters of *Phragmites australis* leaves and soil factors (0-100 cm average)

	平均土壤含水量	土壤容重	土壤 pH 值	土壤含盐量
叶长	0.659 **	-0.351	-0.157	-0.359
叶宽	0.351	-0.009	0.143	-0.611 **
叶厚度	-0.001	0.120	0.145	-0.271
叶面积	0.329	0.006	0.084	-0.516 *
叶干重	0.406	-0.222	0.088	-0.461 *
比叶面积	-0.509 *	0.226	0.238	0.154



注:LL 表示叶长,LW 表示叶宽,LT 表示叶厚度,LA 表示叶面积,LDW 表示叶干重,SLA 表示比叶面积。

图 5　芦苇叶功能性状与各层土壤因子的相关性分析

Fig. 5　Correlation between the functional characters of *Phragmites australis* leaves and soil factors in different layers

值呈显著负相关($P<0.05$),叶宽、叶厚度、叶面积、叶干重、比叶面积与土壤 pH 值呈显著正相关($P<0.05$)。

3　讨 论

3.1　内陆河湿地芦苇叶功能性状对不同环境梯度的响应

叶片是植物进行光合作用的最主要器官,在植物功能性状的研究中叶性状通常被作为是表征植物资源利用、生物量分配、生态系统功能调节和植物生长对环境响应的最主要性状[20-24]。因此,叶片植物功能性状能很好地反映植物在异质环境梯度下的分布特征和适应机制[25-26]。研究表明,干旱区内陆河湿地芦苇的叶长、叶宽、叶面积及叶干重等功能性状指标值随着环境退化梯度的增强表现出逐渐下降的趋势,而比叶面积呈现逐渐上升的趋势。从研究区未退化到重度退化的环境变化过程中,土壤含水量、土壤含盐量先增加后下降,而芦苇通过增厚减小叶片减少蒸腾面积的策略来维持水分平衡,也通过增大比叶面积而增加资源利用能力来抵抗高盐影响[27]。本研究中土壤水分与盐分的变化均为先增后减,而叶性状特征除了比叶面积外,都是逐渐降低的,产生这种现象的原因可能与季节有关,在干旱区,春季与夏季的降水与含盐量均是逐渐减小的,且此季节内用水量增加,温度升高,蒸发量增大,亦使土壤水分、盐分的变化出现季节变化,这与赵晓英等[28]的研究结果相一致。研究区植物功能性状从未退化到重度退化逐渐表现出“湿生-中生-旱生”的演变特征,体现了资源对植物叶功能性状限制的特点(表 1,图 2)。

叶片植物功能性状会随环境的变化产生表型可塑性的差异特征,同时各性状间也会表现出对于环境变化的协同进化关系[29]。Shipley 等[30]研究发现,在有限的资源条件下,植物自身拥有一套互相牵制的权衡策略体系,具体表现为叶片功能性状间的相关性;宋彦涛等[31]研究表明,松嫩草地中草本植物叶功能性状间也普遍存在密切联系。本研究中,植物叶面积与叶长、叶宽、叶干重呈极显著正相关,比叶面积与叶长、叶干重呈显著负相关,这与刘金环等[32]在科尔沁沙地东南部地区和马姜明等[23]在桂林尧山对草本、灌木、乔木的研究结果相一致;而叶面积与比叶面积间不存在显著的相关关系,与周欣等[33]在科尔沁沙地中南部对 34 种植物叶功能性状的研究结果相一致。

3.2 内陆河湿地芦苇叶功能性状驱动力分析

叶功能性状反映不同环境条件下的叶表型分异及生理功能间的变化关系，与植物生长、获取、利用资源的能力有关，包含不同的环境信息，有助于揭示植物与环境间的相互关系[34]。比叶面积、叶面积、叶干重、叶长、叶宽等反映植物获取、利用资源的能力，与植物的生长、生存密切相关，指示资源综合利用的情况[5]。植物叶片与植物的蒸腾作用、光合作用等关系密切，而比叶面积、叶干重、叶面积、叶长、叶宽等又与植物的生长速率、光合速率等密切相关[7]，芦苇在遇到土壤水分的季节性变化时，会降低自身的蒸腾、呼吸、光合作用来维持生长，影响比叶面积、叶长的主要驱动力是土壤平均含水量[35]，因此，叶长和比叶面积与土壤含水量呈显著相关；土壤盐分随土壤水分的季节变化而变化[28]，叶面积、叶干重、叶宽也会因此而发生变化。且表层、中层的土壤水分、盐分由于受蒸发作用自下而上向地表运动，使土壤水分与盐分成为影响芦苇叶功能性状的主要驱动因子，这与本研究中的比叶面积、叶长与土壤平均含水量呈显著相关，叶面积、叶干重、叶宽与土壤平均含盐量呈显著相关一致。

土壤水分可以影响植物的生长、发育、繁殖、分布等基本功能及光合作用、土壤肥力、土壤热量、微生物活动等生理功能[36-37]。本研究中，土壤水分对植物的影响较大，根据距离湿地的远近，从未退化梯度到重度退化梯度，随着土壤含水量逐渐减少叶长、叶宽、叶面积、叶干重呈下降趋势，而比叶面积呈上升趋势。土壤盐分可以影响植物根系的分布及生物量的分配[38-40]，其通过水平和垂直空间分布特征对植物产生影响[41]。本研究中，土壤盐分与叶宽、叶面积、叶干重呈显著负相关，这表明土壤盐分会对盐沼湿地植物的生长产生较大影响。在干旱区湿地地区，土壤水分、盐分对植物叶功能性状的影响均较为显著，土壤水分影响植株的高度、光合作用、比叶面积等，土壤盐分影响植株的高度、生物量、茎生长等[42-43]。仲启铖等[44]在对长江口崇明东滩湿地芦苇的研究中发现，土壤水分对该地芦苇产生影响，水位高的地方芦苇叶面积指数大。安外尔·艾则孜[45]在对艾比湖湿地芦苇的研究中发现，土壤盐分对该地芦苇的生长有影响。因此，在干旱区内陆河湿地地区，土壤水分和盐分均是限制植物叶功能性状的关键土壤环境因子。

表、中层的土壤水分及土壤盐分是制约干旱区内陆河湿地芦苇种群叶功能性状的重要因子（图5）。其主要有两方面原因：① 由于研究区芦苇主要靠根系吸收大量的营养物质来维持生存和生长，而其根系主要分布在土壤0～60 cm的深度范围，因此土壤表层与中层的环境因子对植物叶功能性状的影响最大；② 研究区降水受季节影响较大，表现出明显的季节变化，同时由于土壤蒸发较为强烈，土壤水分下渗速度明显慢于蒸发速度，因此水分主要集中在土壤表、中层，这个范围的土壤含水量对植物叶功能性状影响较大。综上所述，由于干旱区内陆河盐沼湿地生长季蒸发强烈，深层土壤盐分随着土壤水分蒸发上升和集中到土壤的表、中层，而植物根系又大多扎根在此，因此，植物叶功能性状容易受表层及中层土壤盐分的影响。这与刘旻霞等[17]在甘南高寒草甸、Gong等[46]在内蒙古锡林江流域丘陵草地、Sternberg等[47]在以色列半干旱地区和干旱地区对植物功能性状的研究结果以及张永喆等[48]在黑河中游西墩滩对荒漠植物与水分变化响应的研究结果相一致。

4 结 论

内陆河湿地的典型代表敦煌西湖芦苇的叶功能性状对异质环境条件变化显著，叶长、叶宽、叶面积、叶干重随退化梯度的增加呈下降的趋势，而比叶面积则呈上升的趋势；而且基于叶各功能性状与土壤环境因子的相关系数的大小，证明芦苇叶长、叶宽、叶面积、叶干重、比叶面积等功能性状可以作为研究区环境变化的指示指标。同时，芦苇叶长与叶宽、叶厚度、叶面积、叶干重、比叶面积等性状呈现显著相关关系，而比叶面积与叶长及叶干重呈显著负相关关系，这说明内陆河湿地芦苇各叶功能性状具有协同变化的特征。最后，研究区土壤水分和盐分是芦苇生长的主要驱动力，其中表、中层的水分和盐分对干旱区内陆河湿地芦苇叶功能性状的影响最大，在内陆河湿地的保护、管理和退化湿地修复过程中应注意调节和改善关键土壤层的重要指标。

参考文献（References）：

〔1〕 Zhang G F，Zhao W Z. Species-specific traits determine shrub-annual interactions during a growing season〔J〕. Journal of Arid Land，2015，7(3)：403－413.

〔2〕 Díaz S，Cabido M. Vive la difference：Plant functional diversity matters to，ecosystem processes〔J〕. Irish Historical Studies，2001，16

(11):646－655.

〔3〕 田俊霞,魏丽萍,何念鹏,等.温带针阔混交林叶片性状随树冠垂直高度的变化规律〔J〕.生态学报,2018,38(23):120－128.〔Tian Junxia,Wei Liping,He Nianpeng,et al. Vertical variation of leaf functional traits in temperate forest canopies in China〔J〕. Acta Ecologica Sinica,2018,38(23):120－128.〕

〔4〕 黎莉,冯树丹,王建波,等.三江平原12种湿地植物光合特性与叶功能性状的关系研究〔J〕.湿地科学,2010,8(3):225－232.〔Li Li,Feng Shudan,Wang Jianbo,et al. Relationship between photosynthetic characteristics and leaf functional traits of 12 plant species of marshes in Sanjiang Plain〔J〕. Wetland Science,2010,8(3):225－232.〕

〔5〕 钟巧连,刘立斌,许鑫,等.黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略〔J〕.植物生态学报,2018,42(5):562－572.〔Zhong Qiaolian,Liu Libing,Xu Xin,et al. Variations of plant functional traits and adaptive strategy of woody species in a Karst forest of central Guizhou Province,Southwestern China〔J〕. Acta Phytoecologica Sinica,2018,42(5):562－572.〕

〔6〕 张林,罗天祥.植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展〔J〕.植物生态学报,2004,28(6):844－852.〔Zhang Lin,Luo Tianxiang. Advance in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits〔J〕. Acta Phytoecologica Sinica,2004,28(6):844－852.〕

〔7〕 龚时慧,温仲明,施宇.延河流域植物群落功能性状对环境梯度的响应〔J〕.生态学报,2011,31(20):6 088－6 097.〔Gong Shihui,Wen Zhongming,Shi Yu. The response of community-weighted mean plant functional traits to environmental gradients in Yanhe river catchment〔J〕. Acta Ecologica Sinica,2011,31(20):6 088－6 097.〕

〔8〕 Venn S E,Green K,Morgan P J W. Using plant functional traits to explain community composition across a strong environmental filter in Australian alpine snowpatches〔J〕. Plant Ecology,2011,212(9):1 491－1 499.

〔9〕 施宇,温仲明,龚时慧,等.黄土丘陵区植物功能性状沿气候梯度的变化规律〔J〕.水土保持研究,2012,19(1):107－116.〔Shi Yu,Wen Zhongming,Gong Shihui,et al. Trait variations along a climatic gradient in area of Loess Planteau〔J〕. Research of Soil and Water Conservation,2012,19(1):107－116.〕

〔10〕 Mao R,Zhang X,Song C. Effects of nitrogen addition on plant functional traits in freshwater wetland of Sanjiang Plain,Northeast China〔J〕. Chinese Geographical Science,2014,24(6):674－681.

〔11〕 张珂,何明珠,李新荣,等.阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征〔J〕.生态学报,2014,34(22):6 538－6 547.〔Zhang Ke,He Mingzhu,Li Xinrong,et al. Foliar carbon,nitrogen and phosphorus stoichiometry of typical desert plants across the Alashan Desert〔J〕. Acta Ecologica Sinica,2014,34(22):6 538－6 547.〕

〔12〕 高婷,陈淼,党成强,等.三峡库区消落带主要草本植物功能性状特征〔J〕.草业科学,2017,34(12):2 493－2 503.〔Gao Ting,Chen Miao,Dang Chengqiang,et al. Functional traits of major herbaceous plants in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir〔J〕. Pratacultural Sciense,2017,34(12):2 493－2 503.〕

〔13〕 蒋成益,马明东,肖玖金,等.川西北不同沙化程度草地植物功能性状及其驱动因子〔J〕.西北植物学报,2017,37(5):965－973.〔Jiang Chengyi,Ma Mingdong,Xiao Jiujin,et al. Plant functional traits and their driving factors of desertification grassland in Northwest Sichuan〔J〕. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica,2017,37(5):965－973.〕

〔14〕 张雪妮,李岩,何学敏,等.荒漠植物功能性状及其多样性对土壤水盐变化的响应〔J〕.生态学报,2019,39(5):1 541－1 550.〔Zhang Xueni,Li Yan,He Xuemin,et al. Responses of plant functional trait and diversity to soil water and salinity changes in desert ecosystem〔J〕. Acta Ecologica Sinica,2019,39(5):1 541－1 550.〕

〔15〕 郑颖,温仲明,宋光,等.延河流域森林草原区不同植物功能型适应策略及功能型物种数量随退耕年限的变化〔J〕.生态学报,2015,35(17):5 834－5 845.〔Zheng Ying,Wen Zhongming,Song Guang,et al. Adaptation strategies of different plant functional types and their composition along a vegetation restoration gradient in a forest-steppe zone in the Yanhe River catchment,Shaanxi,China〔J〕. Acta Ecologica Sinica,2015,35(17):5 834－5 845.〕

〔16〕 张慧文,马剑英,孙伟,等.不同海拔天山云杉叶功能性状及其与土壤因子的关系〔J〕.生态学报,2010,30(21):5 747－5 758.〔Zhang Huiwen,Ma Jianying,Sun Wei,et al. Altitudinal variation in functional traits of *Picea schrenkiana* var. *tianschanica* and their relationship to soil factors in Tianshan Mountains,Northwest China〔J〕. Acta Ecologica Sinica,2010,30(21):5 747－5 758.〕

〔17〕 刘旻霞,马建祖.甘南高寒草甸植物功能性状和土壤因子对坡向的响应〔J〕.应用生态学报,2012,23(12):3 295－3 300.〔Liu Mingxia,Ma Jianzu. Responses of plant functional traits and soil factors to slope aspect in alpine meadow of South Gansu,Northwest China〔J〕. Chinese Journal of Applied Ecology,2012,23(12):3 295－3 300.〕

〔18〕 胡汝骥,姜逢清,王亚俊,等.论中国干旱区湖泊研究的重要意义〔J〕.干旱区研究,2007,24(2):137－140.〔Hu Ruji,Jiang Fengqing,Wang Yajun,et al. On the importance of research on the lakes in arid land of China〔J〕. Arid Zone Research,2007,24(2):137－140.〕

〔19〕 Cornelissen J H C,Lavorel S,Garnier E,et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide〔J〕. Australian Journal of Botany,51:335－380.

〔20〕 Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme〔J〕. Plant and Soil,1998,199(2):213－227.

〔21〕 Weiher E,Werf A V D,Thompson K,et al. Challenging Theophrastus:A common core list of plant traits for functional ecology〔J〕. Journal of Vegetation Science,1999,10(5):609－620.

〔22〕 Craine J M,Froehle J,Tilman D G,et al. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients〔J〕. Oikos,2001,93(2):274－285.

〔23〕 马姜明,张秀珍,梁士楚,等.桂林尧山常见植物叶片性状研究〔J〕.广西师范大学学报(自然科学版),2012,30(1):77－82.〔Ma Jiangming,Zhang Xiuzhen,Liang Shichu,et al. Leaf traits of common plants in Yaoshan Mountain of Guilin,China〔J〕. Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition),2012,30(1):77－82.〕

［24］ 刘爽，李静鹏，孙余丹，等. 广东8种乡土绿化树种的叶结构型性状研究［J］. 热带亚热带植物学报，2013，21（2）：921－925.［Liu Shuang，Li Jingpeng，Sun Yudan，et al. Leaf structure characteristics of eight indigenous greening trees in Guangdong［J］. Journal of Tropical and Subtropical Botany，2013，21（2）：921－925.］

［25］ 朱丹妮. 浙江宁波森林木本植物对区域环境梯度的功能响应［D］. 上海：华东师范大学，2017.［Zhu Danni. Functional Responses of Forest Woody Plants to Environmental Gradients in Ningbo Region，Zhejiang Province［D］. Shanghai：East China Normal University，2017.］

［26］ 李颖. 东灵山不同环境梯度下叶的功能性状差异性研究［D］. 北京：北京林业大学，2013.［Li Ying. Research on Leaf Functional Triat Differences under Different Environmental Gradients of Dongling Mountain［D］. Beijing：Beijing Forestry University，2013.］

［27］ 郄亚栋，蒋腊梅，吕光辉，等. 温带荒漠植物叶片功能性状对土壤水盐的响应［J］. 生态环境学报，2018，27（11）：2 000－2 010.［Qie Yadong，Jiang Lamei，Lü Guanghui，et al. Response of plant leaf functional traits to soil aridity and salinity in temperate desert ecosystem［J］. Ecology and Environmental Sciences，2018，27（11）：2 000－2 010.］

［28］ 赵晓英，何学敏，杨晓东，等. 艾比湖流域水盐变化对荒漠植物多样性的影响［J］. 干旱区资源与环境，2017，31（6）：79－85.［Zhao Xiaoying，He Xuemin，Yang Xiaodong，et al. Effects of soil moisture and salt on desert plant biodiversity in Ebinur Lake Basin of Xingjiang，China［J］. Journal of Arid Land Resources and Environment，2017，31（6）：79－85.］

［29］ Davidson A M，Jennions M，Nicotra A B. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and，if so，is it adaptive? A meta-analysis［J］. Ecology Letters，2011，14（4）：419－431.

［30］ Shipley B，Lechowicz M J，Reich W P B. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum［J］. Ecology，2006，87（3）：535－541.

［31］ 宋彦涛，周道玮，王平，等. 松嫩草地66种草本植物叶片性状特征［J］. 生态学报，2013，33（1）：79－88.［Song Yantao，Zhou Daowei，Wang Ping，et al. Leaf traits of 66 herbaceous species in Songnen grassland in Northeast China［J］. Acta Ecologica Sinica，2013，33（1）：79－88.］

［32］ 刘金环，曾德慧，Lee D K. 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系［J］. 生态学杂志，2006，25（8）：921－925.［Liu Jinhuan，Zeng Dehui，Lee D K. Leaf traits and their interrelationships of main plant species in Southeast Horqin sandy land［J］. Chinese Journal of Ecology，2006，25（8）：921－925.］

［33］ 周欣，左小安，赵学勇，等. 科尔沁沙地中南部34种植物叶功能性状及其相互关系［J］. 中国沙漠，2015，35（6）：1 490－1 495.［Zhou Xin，Zuo Xiao'an，Zhao Xueyong，et al. Plant functional traits and interrelationships of 34 plant species in South Central Horqin Sandy Land，China［J］. Journal of Desert Research，2015，35（6）：1 490－1 495.］

［34］ 陈文，王桔红，马瑞君，等. 粤东89种常见植物叶功能性状变异特征［J］. 生态学杂志，2016，35（8）：2 101－2 109.［Chen Wen，Wang Juhong，Ma Ruijun，et al. Variance in leaf functional traits of 89 species from the Eastern Guangdong of China［J］. Chinese Journal of Ecology，2016，35（8）：2 101－2 109.］

［35］ Christianson M L，Niklas K J. Patterns of diversity in leaves from canopies of *Ginkgo biloba* are revealed using specific leaf area as a morphological character［J］. American Journal of Botany，2011，98（7）：1 068－1 076.

［36］ Lin H J，Huang C H，Hwang G W，et al. Hydrology drives vegetation succession in a tidal freshwater wetland of Subtropical Taiwan［J］. Wetlands，2016，36（6）：1 109－1 117.

［37］ 李雅，于秀波，刘宇，等. 湿地植物功能性状对水文过程的响应研究进展［J］. 生态学杂志，2018，37（3）：952－959.［Li Ya，Yu Xiubo，Liu Yu，et al. Response of wetland plant functional traits to hydrological processes：A review［J］. Chinese Journal of Ecology，2018，37（3）：952－959.］

［38］ Kellermeier F，Armengaud P，Seditas T J，et al. Analysis of the root system architecture of Arabidopsis provides a quantitative readout of crosstalk between nutritional signals［J］. The Plant Cell，2014，26（4）：1 480－1 496.

［39］ 张旭东，王智威，韩清芳，等. 玉米早期根系构型及其生理特性对土壤水分的响应［J］. 生态学报，2016，36（10）：2 969－2 977.［Zhang Xudong，Wang Zhiwei，Han Qingfang，et al. Effects of water stress on the root structure and physiological characteristics of early-stage maize［J］. Acta Ecologica Sinica，2016，36（10）：2 969－2 977.］

［40］ 王继伟，赵成章，赵连春，等. 内陆盐沼芦苇根系形态及生物量分配对土壤盐分因子的响应［J］. 生态学报，2018，38（13）：4 843－4 851.［Wang Jiwei，Zhao Chengzhang，Zhao Lianchun，et al. Response of root morphology and biomass of *Phragmites australis* to soil salinity in inland salt marsh［J］. Acta Ecologica Sinica，2018，38（13）：4 843－4 851.］

［41］ 胡伟，邵明安，王全九. 黄土高原退耕坡地土壤水分空间变异性研究［J］. 水科学进展，2006，17（1）：74－81.［Hu Wei，Shao Ming'an，Wang Quanjiu. Study on spatial variability of soil moisture on the recultivated slope-land on the Loess Plateau［J］. Advances in Water Science，2006，17（1）：74－81.］

［42］ 曾小平，赵平，蔡锡安，等. 不同土壤水分条件下焕镛木幼苗的生理生态特性［J］. 生态学杂志，2004，23（2）：26－31.［Zeng Xiaoping，Zhao Ping，Cai Xi'an，et al. Physioecological characteristics of *Woonyoungia septentrionalis* seedlings under various soil water conditions［J］. Chinese Journal of Ecology，2004，23（2）：26－31.］

［43］ 汪贵斌，曹福亮. 土壤盐分及水分含量对落羽杉幼苗生长的影响［J］. 应用生态学报，2004，15（12）：2 396－2 400.［Wang Guibing，Cao Fuliang. Effects of soil salt and water contents on growth and biomass allocation of *Taxodium distichum*［J］. Chinese Journal of Applied Ecology，2004，15（12）：2 396－2 400.］

［44］ 仲启铖，王江涛，周剑虹，等. 水位调控对崇明东滩围垦区滩涂湿地芦苇和白茅光合、形态及生长的影响［J］. 应用生态学报，2014，25（2）：408－418.［Zhong Qicheng，Wang Jiangtao，Zhou Jianhong，et al. Effects of water table manipulation on leaf photosynthesis，morphology and growth of *Phragmites australis* and *Imperata cylindrica* in the reclaimed tidal wetland at Dongtan of Chongming Island，China［J］. Chinese Journal of Applied Ecology，2014，25（2）：408－418.］

［45］ 安外尔·艾则孜. 艾比湖湿地芦苇种群生长特征对水土环境的响应［D］. 乌鲁木齐：新疆大学，2013.［An Waier Aizezi. The

Effects of Soil and Water Environment on the Growth of *Phragmites australis* in Ebnur Lake Wetland〔D〕. Urumqi:Xinjiang University,2013.〕

〔46〕 Gong X,Brueck H,Giese K M,et al. Slope aspect has effects on productivity and species composition of hilly grassland in the Xilin River Basin,Inner Mongolia,China〔J〕. Journal of Arid Environments,2008,72(4):483 – 493.

〔47〕 Sternberg M,Shoshany M. Influence of slope aspect on Mediterranean woody formations:Comparison of a semiarid and an arid site in Israel〔J〕. Ecological Research,2001,16(2):335 – 345.

〔48〕 张永喆,牛赟,张虎,等. 黑河中游西墩滩荒漠植物生长对水分变化响应研究〔J〕. 干旱区资源与环境,2016,30(7):71 – 77. 〔Zhang Yongzhe,Niu Yun,Zhang Hu,et al. The natural desert plant growth responded to changes of waters in Xidun beach in middle reaches of Heihe river〔J〕. Journal of Arid Land Resources and Environment,2016,30(7):71 – 77.〕

Functional Traits of *Phragmites australis* Leaves and Response to Soil Environmental Factors in Inland River Wetland

JIAO Liang[1,2], GUAN Xue[1,3], LIU Xue-rui[1], DONG Xiao-gang[1,2], LI Fang[1]

(1. *College of Geography and Environmental Science*,*Northwest Normal University*,*Lanzhou* 730070,*Gansu*,*China*;
2. *Gansu Province Research Center of Wetland Resources Protection and Industrial Development Engineering*,*Lanzhou* 730070,*Gansu*,*China*;
3. *School of Geographic Sciences*,*East China Normal University*,*Shanghai* 200241,*China*).

Abstract: *Phragmites australis* in Dunhuang West Lake National Nature Reserve was taken as the research object. The undegraded,mild degraded,moderately degraded and severely degraded plots were delimited so as to analyze the functional traits of *P. australis* leaves and the response to soil environmental factors under the heterogenetic environment conditions. The results showed that:① The change of functional traits of *P. australis* leaves was significant under the environmental gradients ($P < 0.05$),the leaf length,width,area and dry weight were decreased with the environmental degradation,and the specific leaf area was increased with the gradient degradation;② The coevolution of functional traits of *P. australis* leaves was observed,there were the extremely significant positive correlations among the leaf functional traits including the leaf length,width,area and dry weight ($P < 0.01$),but the significant negative ones among the specific leaf area and the leaf length and dry weight ($P < 0.05$);③ Leaf length,width,area and dry weight were significantly positively correlated with the moisture content in topsoil (0 – 30 cm in depth) and middle soil layer (30 – 60 cm) ($P < 0.05$),and negatively correlated with salt content in these two soil layers ($P < 0.05$). These revealed that the soil moisture content and salt content in topsoil and middle soil layer were the most important driving forces for the functional traits of *P. australis* leaves. The results of this study are of the important guiding significance for the ecological conservation and restoration in the inland river wetland in arid area.

Key words: *Phragmites australis*; leaf functional trait; soil environment; inland river wetland; Dunhuang West Lake National Nature Reserve